10.22092/spj.2022.360009.1274

"مجله نهال و بذر"
جلد ۳۷، شماره ۴، سال ۱۴۰۰

مقاله پژوهشی

جذب عناصر غذایی پر مصرف و کارایی مصرف نیتروژن در پایه های بذری درگزی و رویشی پیرودوارف گلابی در شرایط تنش خشکی

Macronutrients Uptake and Nitrogen Utilization Efficiency in Dargazi Seedling and Pyrodwarf Clonal Pear Rootstocks Under Drought Stress Conditions

زینب ملکی آسایش[۱]، کاظم ارزانی[۲]، علی مختصی بیدگلی[۳] و حمید عبداللهی[۴]

۱- دانشجوی دکتری، گروه علوم باغبانی، دانشگاه تربیت مدرس، تهران، ایران.
۲- استاد، گروه علوم باغبانی، دانشگاه تربیت مدرس، تهران، ایران.
۳- استادیار، گروه زراعت، دانشگاه تربیت مدرس، تهران، ایران.
۴- دانشیار، پژوهشکده میوه‌های معتدله و سردسیری، موسسه علوم تحقیقات باغبانی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی کرج، ایران.

تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۰۹/۱۲ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۱۱/۱۰

چکیده

ملکی آسایش، ز.، ارزانی، ک.، مختصی بیدگلی، ع. و عبداللهی، ح. ۱۴۰۰. جذب عناصر غذایی پر مصرف و کارایی مصرف نیتروژن در پایه های بذری درگزی و رویشی پیرودوارف گلابی در شرایط تنش خشکی. **مجله نهال و بذر ۳۷:** ۵۱۱-۴۸۹.

با توجه به گسترش استفاده از پایه‌های رویشی و نقش شبکه ریشه‌ای در جذب مواد غذایی بویژه در شرایط تنش خشکی، پژوهش حاضر با هدف بررسی جذب مصرف عناصر غذایی پر مصرف و کارایی مصرف نیتروژن در دو پایه تجاری گلابی بذری درگزی و رویشی پیرودوارف در شرایط تنش خشکی در سال‌های ۱۳۹۸ الی ۱۴۰۰ در شرایط گلخانه‌ی تحقیقاتی و آزمایشگاه‌های گروه علوم باغبانی دانشکده کشاورزی، دانشگاه تربیت مدرس تهران انجام شد. این آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو پایه و سه سطح تنش خشکی، به عنوان دو عامل، و سه تکرار انجام شد. تیمارهای آبیاری شامل، آبیاری بهینه بعنوان شاهد (۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه)، تنش خشکی ملایم (۶۰ درصد ظرفیت مزرعه) و تنش خشکی شدید (۳۰ درصد ظرفیت مزرعه) بود. نتایج نشان داد که تنش خشکی اثر متفاوتی بر خصوصیات رشدی، جذب عناصر پرمصرف در برگ و ریشه و همچنین صفات مربوط به کارایی مصرف نیتروژن هر دو پایه در شرایط تنش خشکی، داشت. کاهش میزان فعالیت آنزیم نیترات‌ردوکتاز منجر به کاهش میزان نیترات و آمونیوم برگ هر دو پایه در شرایط تنش خشکی شد. پایه رویشی پیرودوارف در شرایط تنش ملایم با دارا بودن میزان کلسیم ریشه، نیتروژن کل تجمع یافته و کارایی استفاده از نیتروژن بالاتر، تحمل بیشتری در مقایسه با پایه بذری درگزی نشان داد. در مقابل پایه بذری درگزی با توجه به نسبت ریشه به شاخساره، حجم ریشه، میزان آمونیوم ریشه، میزان کلسیم برگ، میزان نیتروژن برگ، نسبت کارایی نیتروژن و کارایی مصرف نیتروژن بالاتر، واکنش مناسب‌تری به شرایط تنش خشکی به ویژه تنش شدید داشت. این واکنش های متفاوت ممکن است به دلیل تفاوت در شبکه ریشه‌ای پایه‌ها باشد که می‌تواند به انتخاب پایه مناسب برای احداث و مدیریت باغ های تجاری گلابی در شرایط تنش خشکی کمک کند.

واژه های کلیدی: گلابی، کلسیم، ، نیترات ردوکتاز، شبکه ریشه‌ای، عناصر غذایی.

نگارنده مسئول: arzani_k@modares.ac.ir تلفن: ۰۲۱۴۸۲۹۲۰۹۴

مقدمه

گلابی اروپایی (*Pyrus communis* L.) یکی از مهمترین گونه‌های درختان میوه تجاری است که در مناطق معتدل جهان و همچنین در ایران بخوبی رشد می کند (Arzani, 2021; Ikinci *et al*., 2014.) بدون شک، درختان گلابی کشت شده در باغ‌های تجاری تنش آبی را تجربه می کنند که عامل اصلی موثر بر رشد و نمو و بهره‌وری آنها است (Huang *et al*., 2015). به طور کلی آب یکی از عوامل اصلی در تضمین پایداری تولید در باغ های تجاری گلابی است.

از آنجایی که درختان میوه در باغ های تجاری، بر خلاف سایر محصولات و گیاهان، عموماً از دو قسمت مختلف که شامل پایه و پیوندک می باشند و با هم رشد می کنند تشکیل شده‌اند، بنابرین نیاز است در مورد درختان میوه و مدیریت باغ های تجاری میوه به ریشه‌های درخت توجه شود، بویژه زمانی که یک پایه خاص با یک رقم پیوندک در کنار یکدیگر قرار می گیرند تا ساختارهای ژنتیکی متفاوت در یک ترکیب پایه و پیوندی با هم رشد نمایند (Blanke and Lenz, 1989; Karbasi and Arzani, 2018). پایه‌های درختان میوه به عنوان شبکه ریشه‌ای درخت نقش مهمی در رشد و نمو کل گیاه دارند. علاوه بر این، جذب مواد غذایی با در دسترس بودن آن در سطح ریشه گیاه تنظیم می‌شود که به مقدار و حرکت آب در خاک بستگی دارد (Li *et al*., 2013; Martinez *et al*., 2020.)

نتایج بسیاری از گزارش‌های پیشین روابط بین پارامترهای فیزیولوژیکی مهم و ترکیبات پایه و پیوندک گلابی را نشان داده‌اندکه می‌تواند بر روابط آب، تبادلات گازی برگ‌ها، شکوفه دادن، تشکیل میوه و کیفیت آن، اندازه گیاه و عملکرد آن تأثیر بگذارد (Bosa *et al*., 2014; Ikinci *et al*., 2014; Jacbos and Cook, 2003). در باغ های تجاری گلابی پایه‌ها به دو گروه بذری و رویشی تقسیم‌بندی می‌شوند و ممکن است از چندین گونه *Pyrus* یا یک جنس متفاوت باشند. بنابراین ممکن است واکنش های متفاوتی به تنش خشکی داشته باشند (Karbasi and Arzani, 2018). از طرف دیگر، گلابی به کمبود مواد معدنی حساس است و پایه‌های مختلف ممکن است کارایی جذب مواد معدنی متفاوتی داشته باشند (Bright, 2005; Ikinci *et al*., 2014). همچنین علاوه بر واکنش های متفاوت در تحمل به تنش‌های محیطی مانند خشکی، نوع پایه به میزان قابل توجهی بر روی جذب عناصر غذایی از خاک نیز تاثیرگذار می‌باشد (Esmaeili *et al*., 2021).

تنش خشکی به عنوان یکی از تنش‌های غیرزیستی مهم رشد و نمو و بهره‌وری گیاهان باغی را محدود می کند. همچنین انتظار می‌رود اثر آن با افزایش گرمای کره زمین و منابع آبی محدود بویژه در مناطق خشک و نیمه‌خشک بیشتر نمایان شود (Bolat *et al*.,

(2016; Pandey *et al.*, 2017). در درختان میوه، تنش خشکی می‌تواند منجر به افزایش ریزش برگ‌ها، کاهش رشد درخت، کاهش توسعه تاج درخت و در نهایت کاهش عملکرد و کیفیت میوه شود (Bolat *et al.*, 2016).

نیتروژن ماده مغذی معدنی اصلی برای رشد و نمو گیاه است زیرا عنصر اصلی در ساختار پروتئین‌ها، فسفولیپیدها، کلروفیل و هورمون‌ها است (O'Brien *et al.*, 2016). برای نیتروژن، منابع معدنی اصلی نیترات (NO_3^-) و آمونیوم (NH_4^+) هستند که توسط ریشه گیاهان عالی جذب می‌شوند و جذب آنها تا حد زیادی به تحرک آب در خاک بستگی دارد و تنش خشکی باعث کاهش جذب آمونیوم و نیترات در گیاهان می‌شود (Bagh *et al.*, 2004; Huang *et al.*, 2018b.) برخی از مطالعات روی انگور نشان داده است که تجمع نیتروژن در اندام های هوایی با رشد پیوندک همبستگی مثبت دارد و می‌تواند تحت تأثیر ژنوتیپ پایه قرار گیرد و تحت شرایط محدودیت نیتروژن تأثیر پایه‌ها بر رشد پیوندک قابل توجه است (Ibacache *et al.*, 2020; Rossdeutsch *et al.*, 2021).

در طی فرآیند جذب، آمونیوم عمدتاً در ریشه جذب می‌شود و به گلوتامین سنتتاز (Glutamine Synthetase = GS) و گلوتامات سنتاز (Gltamate Synthase = GOGAT) برای تبدیل شدن به گلوتامین و گلوتامات نیاز دارد، در حالی که نیترات هم در ریشه و هم در برگ‌های گیاهان وجود دارد (Andrews *et al.*, 2013; Meng *et al.*, 2016) و توسط نیتراتردوکتاز (NR) و نیتریتردوکتاز (NiR) به آمونیوم تبدیل می‌شود (Luo *et al.*, 2013). نیتراتردوکتاز یک آنزیم کلیدی در متابولیسم نیتروژن و اولین آنزیم در مسیر جذب نیترات است. این آنزیم به تنش‌های محیطی حساس است. در شرایط تنش آبی، نیتراتردوکتاز و نیتریتردوکتاز با کاهش نیترات منجر به تجمع سمی آمونیوم در گیاهان می‌شوند (Cao *et al.*, 2018; Xia *et al.*, 2020). دوره‌های خشکی می‌تواند مستقیماً بر جذب نیتروژن تأثیر بگذارد و کارایی مصرف نیتروژن (Nitrogen use efficiency = NUE) ممکن است به دلیل تنش آبی در مراحل اولیه رشد تحت تأثیر قرار گیرد و این کاهش جذب نیتروژن می‌تواند نتیجه کاهش انتقال نیتروژن از ریشه به اندام هوایی و نرخ تعرق پایین باشد (Sanchez-Rodriguez *et al.*, 2011).

فسفر به نوبه خود می‌تواند جذب نیتروژن توسط درخت را افزایش دهد. برای در دسترس بودن و جذب فسفات توسط گیاهان مقدار کافی آب مورد نیاز است زیرا غلظت فسفر به میزان زیادی در شرایط تنش آبی کاهش می‌یابد و غلظت فسفر در ساقه نسبت به برگ به تنش حساس‌تر می‌باشد (Bright, 2005; da Silva *et al.*, 2011). کمبود فسفر منجر به کاهش کلی در اکثر فرآیندهای متابولیک از

جمله تقسیم و رشد سلولی و همچنین تنفس و فتوسنتز می‌شود (da Silva *et al*., 2011).

پتاسیم نیز در بسیاری از فرآیندهای فیزیولوژیکی مانند فعال شدن آنزیم‌ها، سنتز پروتئین، فتوسنتز، تنظیم اسمزی، تقسیم سلولی، حرکات روزنه و سایر فرآیندها نقش دارد (Farooq *et al*., 2009; da Silva *et a*l., 2011). روابط آبی در گیاهان بر تجمع پتاسیم در برگ‌ها تأثیر می‌گذارد و با وضعیت تغذیه‌ای در برخی گونه‌های گیاهی تعامل دارد. در شرایط تنش خشکی، گیاهان تمایل به کاهش شکاف روزنه از طریق کنترل غلظت پتاسیم دارند و زمانی که تنش آبی شدید می‌شود روزنه‌ها به طور کلی بسته می‌شوند (da Silva *et al*., 2011).

جذب کلسیم در شرایط خشکسالی در مقایسه با فسفر و پتاسیم که اندکی کاهش می‌یابد به شدت کاهش می‌یابد. کلسیم سازکار تنظیمی گیاهان برای سازگاری با شرایط خشکی را فعال می‌کند و بسیاری از فرآیندهای گیاهی مانند واکنش به تنش و حفاظت در مقابل تنش توسط کلسیم تنظیم و تعدیل می‌شوند (da Silva *et al*., 2011; Xu *et al*., 2013).

از آنجایی که درختان میوه های سرد سیری و معتدل معمولاً روی پایه‌هایی تکثیر می‌شوند که ممکن است پایه بذری یا رویشی باشند، مطالعات زیادی روی ارقام گلابی صورت گرفته است که در آنها اثر نوع پایه و تنش آبی را بر فتوسنتز، رشد، عملکرد، وضعیت آب، پتانسیل آب و سایر پارامترهای مورفو-فیزیولوژیک مورد بررسی قرار داده‌اند (Losciale *et al*., 2012; Ikinci *et al*., 2014; Sun *et al*., 2016; Zohouri *et al*., 2020). اگرچه جهت تولید محصولات باغی تقریباً در تمام کشورهای پیشرفته باغبانی به پایه‌های رویشی روی آورده‌اند که گزینه‌های مثبتی را در برآورد نیازهای باغداری مدرن ارائه می‌دهد (Webster, 1996; Ozturk, 2021)، اما هنوز پایه‌های بذری به دلیل شبکه ریشه‌ای گسترده و قوی همچنان رایج‌ترین پایه برای انواع میوه‌های سرد سیری و معتدل در سراسر جهان هستند.

پایه های بذری و رویشی به شرایط مختلف اقلیمی و کشاورزی واکنش متفاوت نشان می‌دهند. بنابراین مطالعه‌ی بیشتر پایه‌های رویشی در مقایسه با پایه‌های بذری ضروری است (Karbasi and Arzani, 2018; Arzani, 2021). با توجه به اثر بر همکنش بین پایه، رقم و محیط، انتخاب پایه، که قسمت شبکه ریشه‌ای گیاه را شامل می‌شود، مناسب با توانایی جذب عناصر غذایی ضروری و کارایی مصرف نیتروژن بالا، تأثیر مهمی در مدیریت بهتر باغ های تجاری مدرن دارد. بعلاوه، برای محصولات درختی انتخاب و بهبود پایه‌های متحمل به تنش خشکی برای افزایش کارایی مصرف انرژی گیاه نیز یکی از راهبردهای مهم جهت مواجهه با شرایط تنش خشکی و اقلیم در حال تغییراست، زیرا پایه‌ها می‌توانند بر

خصوصیات مورفولوژیک و فیزیولوژیک درختان تأثیر بگذارند و اثر تغییرات آب و هوایی بر تولید گیاه را کاهش دهند (Berdeja *et al.*, 2015).

بنابراین، برای درک بهتر سازکار تحمل به تنش خشکی و مدیریت مطلوب تر باغ های تجاری گلابی در شرایط تنش خشکی، در پژوهش حاضر جذب و انتقال عناصر غذایی پر مصرف و کارایی مصرف نیترژن در دو پایه رایج در باغ های تجاری گلابی در ایران، شامل پایه پیرودوارف به عنوان پایه رویشی کشت‌بافتی و درگزی به عنوان پایه بذری رایج به دلیل سازگاری پیوند بالا و شبکه ریشه ای گسترده و قوی آن، در شرایط تنش خشکی مورد بررسی قرار گرفت.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی و اعمال تنش خشکی

این پژوهش در سال‌های ۱۳۹۸ الی ۱۴۰۰ در گلخانه‌ی تحقیقاتی و آزمایشگاه‌های گروه علوم باغبانی دانشکده کشاورزی، دانشگاه تربیت مدرس تهران انجام شد. برای این منظور از دو نوع پایه گلابی با شبکه ریشه‌ای متفاوت که شامل پایه بذری درگزی و پایه رویشی نیمه پاکوتاه پیرودوارف کشت بافتی بود استفاده گردید. نهال این پایه‌ها دو ساله و دارای شکل و اندازه یکسان (ارتفاع حدود ۱۵۰ سانتی‌متر) بودند که پس از خریداری از نهالستان تجاری به گلدان‌های ۱۲ لیتری حاوی خاک لومی با خصوصیات فیزیکی و شیمیایی ارائه شده در جدول ۱ منتقل شدند.

پایه‌های مورد بررسی در شرایط گلخانه‌ای با نور طبیعی، میانگین دمای ۲۴/۳۴ درجه سانتی‌گراد و دوره نوری ۱۰/۱۴ ساعت و رطوبت نسبی ۶۰/۴۵ درصد (روز/شب)، به مدت چهار ماه در شرایط آبیاری بهینه رشد یافتند. پس از چهار ماه رشد در شرایط آبیاری بهینه گیاهان به مدت ۶۰ روز در شرایط تیمار های تنش خشکی قرار گرفتند. به منظور اعمال سطوح تنش خشکی، از مقادیر رطوبت وزنی خاک در نقطه ظرفیت مزرعه (FC) و نقطه پژمردگی دائم (PWP) که توسط دستگاه صفحات فشاری (Pressure Plate) اندازه‌گیری و استفاده شد.

این آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو پایه و سه سطح تنش خشکی و در سه تکرار انجام شد. تیمارهای رطوبتی شامل سه سطح آبیاری: آبیاری بهینه بعنوان شاهد (۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه)، تنش خشکی ملایم (۶۰ درصد ظرفیت مزرعه) و تنش خشکی شدید (۳۰ درصد ظرفیت مزرعه) که رطوبت خاک در آنها به ترتیب ۳۴/۴۹، ۲۰/۶۹ و ۱۰/۳۴ درصد بود. همچنین برای برآورد میزان تبخیر و تعرق سطحی پنج عدد گلدان بدون گیاه در دو مرحله آبیاری کامل و ۴۸ ساعت بعد از آبیاری وزن شد و سپس تفاوت آنها محاسبه و همراه با مقادیر آبیاری برای هر تیمار به گلدان‌ها افزوده شد.

جدول ۱- ویژگی های فیزیکی و شیمیایی خاک مورد استفاده در گلدان ها
Table 1. The physical and chemical properties of the soil used in pots

اسیدیته pH	هدایت الکتریکی (دسی زیمنس بر متر) EC (ds m^{-1})	نیتروژن (٪) N (%)	فسفر (میلی‌گرم برکیلوگرم) P (mg kg^{-1})	پتاسیم (میلی‌گرم برکیلوگرم) K (mg kg^{-1})	ظرفیت مزرعه (٪) FC (%)	نقطه پژمردگی دائم (٪) PWP (%)
7.59	2.3	0.24	110	717.6	34.49	7.35

EC: Electric conductivity, N: Nitrogen, P: Phosphorous, K: Potassium, FC: Field capacity, PWP: Permanent wilting point.

ارزیابی صفات

در پایان آزمایش (۶۰ روز پس از شروع اعمال سطوح تنش خشکی) و خاتمه نمونه برداری‌ها شاخه و ریشه نهال‌ها جدا شدند. برای اندازه‌گیری حجم ریشه (Root volume = RV)، تغییر حجم آب بعد از قرار گرفتن ریشه گیاه درون استوانه مدرج بعنوان حجم ریشه در نظر گرفته شد. نمونه‌های گیاهی شاخه و ریشه، بعد از اندازه‌گیری وزن تر، به مدت ۴۸ ساعت در آون با دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند و پس از خشک شدن وزن خشک آنها تعیین شد و وزن خشک شاخساره(Shoot dry weight = SDW) و وزن خشک ریشه (Root dry weight = RDW) ثبت شد و نسبت وزن ریشه به ساقه (Root: shoot ratio = R: SH) نیز محاسبه گردید.

اندازه‌گیری عناصر پتاسیم، کلسیم، و فسفر

برای اندازه گیری عناصر پتاسیم (K^{+})، کلسیم (Ca^{2+}) و فسفر (P) موجود در برگ و ریشه از یک گرم نمونه خشک شده برگ خشک شده (در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت) که جهت استخراج عصاره با اسید هیدروکلریک رقیق دو نرمال مخلوط گردید، استفاده شد. این عصاره جهت اندازه‌گیری عناصر پتاسیم، کلسیم و فسفر مورد استفاده قرار گرفت. مقدار پتاسیم توسط دستگاه فلیم فتومتر (مدل JENWAY PFP7) و غلظت کلسیم توسط دستگاه طیف‌سنج جذب اتمی (مدل GBC 932 AA) تعیین شد. برای اندازه‌گیری فسفر موجود در برگ و ریشه از روش رنگ‌سنجی رنگ زرد مولیبدات وانادات توسط دستگاه اسپکتوفتومتر (Spectrophotometers, the Optizen 3220UV) در طول موج ۴۷۰ نانومتر استفاده شد. برای این منظور دو میلی‌لیتر از عصاره تهیه شده با محلول آمونیوم مولیبدات- وانادات به حجم ۱۵ میلی‌لیتر رسید و برای تعیین مقدار فسفر مورد استفاده قرار گرفت.

اندازه‌گیری محتوای نیترات، آمونیوم و فعالیت آنزیم نیترات‌ردوکتاز در برگ و ریشه

محتوای نیترات (NO_3^-) در برگ‌ها و ریشه‌های خشک شده با استفاده از روش سینگ (Singh, 1988) از طریق رنگ‌سنجی تعیین شد.

یک گرم از نمونه‌ها با ۵۰ میلی‌لیتر اسید استیک دو درصد به مدت ۲۰ دقیقه هضم شدند. سپس ۰/۵ گرم از ترکیب پودری (اسید سیتریک، سولفات منگنز مونوهیدرات، سولفانیل آمید، N–۱ نفتیل اتیلن دی آمین دی هیدروکلراید و روی) به عصاره اضافه شد. مخلوط واکنش سانتریفیوژ شد و مایع رویی با رنگ بنفش مایل به صورتی در طول موج ۵۴۰ نانومتر خوانده شد.

محتوای آمونیوم (NH_4^+) در ریشه و برگ بر اساس روش براتیگام و همکاران (Brautigam *et al.*, 2007) اندازه‌گیری شد. به طور خلاصه، ۱۰۰ میلی‌گرم از نمونه‌های پودر شده در محلول استخراج (یک میلی‌لیتر هیدروکلریک اسید ۱۰۰ میلی‌مولار و کلروفرم ۵۰۰ میکرولیتر) همگن شدند. محلول استخراج شده به مدت ۱۵ دقیقه تکان داده شد و سپس در دور g ۱۰۰۰۰ به مدت ۱۰ دقیقه در دمای چهار درجه سانتی‌گراد سانتریفیوژ شد. فاز آبی به یک لوله دو میلی‌لیتری با ۵۰ میلی‌گرم زغال فعال منتقل شد و در دور ۱۲۰۰۰g به مدت پنج دقیقه در دمای چهار درجه سانتی‌گراد سانتریفیوژ شد. سپس غلظت NH_4^+ در فاز رویی در طول موج ۶۲۰ نانومتر اندازه‌گیری شد.

میزان فعالیت نیترات‌ردوکتاز (Nitrate reductase activity = NRA) در برگ و ریشه بر اساس روش بلک و همکاران (Black *et al.*, 2002) تعیین شد. چهار نمونه از برگ (۰/۱ گرم) و ریشه‌ها (۰/۲گرم) با پنج میلی‌لیتر بافر سنجش ترکیب شدند. سپس در تاریکی با دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد روی شیکر قرار گرفتند. دو نمونه موجود برای هر تیمار به ترتیب پس از ۱۰ و ۹۰ دقیقه از روی شیکر برداشته و به مدت ۱۵ دقیقه در آب جوش قرار داده شدند.

برای تعیین غلظت نیتریت، ۵۰۰ میلی لیتر سولفانیل آمید یک درصد در سه مولار هیدروکلریک اسید و ۵۰۰ میلی لیتر N–۱ نفتیل–اتیلن–دیامین هیدروکلراید ۰/۰۲ درصد در آب به نمونه‌ها اضافه شد و به مدت ۲۰ دقیقه در تاریکی در دمای اتاق نگهداری شد. جذب در ۵۴۰ نانومتر با اسپکتروفتومتر (SmartSpec Plus Spectrophotometer from Bio-Rad) اندازه‌گیری شد. در نهایت، فعالیت آنزیم با مقایسه میانگین مقدار نیتریت تولید شده پس از ۹۰ و ۱۰ دقیقه انکوباسیون محاسبه گردید.

اندازه‌گیری نیتروژن کل و پارامترهای مرتبط با کارایی مصرف نیتروژن

مقدار نیتروژن کل نمونه‌های برگ و ریشه خشک شده در آون با استفاده از روش کجلدال تعیین شد. نمونه‌ها با اسید سولفوریک غلیظ تقطیر و سپس از دستگاه تقطیر بخار کجلدال (مدل UPK132) برای تقطیر استفاده شدند. سپس از محتوای نیتروژن کل برای محاسبه تعاریف مختلف کارایی مصرف نیتروژن (NUE) طبق روش آبناولی و همکاران (Abenavoli *et al.*, 2016)، بر اساس معادلات زیر استفاده شد:

نیتروژن کل تجمع یافته (Total nitrogen accumulation = TNA) = غلظت نیترژن × وزن خشک کل گیاه

نسبت کارایی نیتروژن (Nitrogen efficiency ratio = NER) = نیتروزن کل تجمع یافته / وزن خشک کل گیاه

کارایی مصرف نیتروژن (Nitrogen utilization efficiency = NUtE) = غلظت نیتروژن / وزن خشک کل گیاه

کارایی جذب نیتروژن (Nitrogen uptake efficiency = NUpE) = وزن خشک ریشه / نیتروژن کل تجمع یافته

تجزیه و تحلیل آماری

تجزیه و تحلیل آماری داده ها با استفاده از نرم افزار SAS 9.2 انجام شد. اثر اصلی و اثر متقابل عوامل مورد آزمایشی با استفاده از روش مدل خطی عمومی (GLM تجزیه و تحلیل آماری شد. مقایسه میانگین‌ها با استفاده از از آزمون توکی در سطح احتمال پنج درصد انجام شد. اثر متقابل و اثر اصلی عوامل آزمایشی به ترتیب اهمیت آنها در قسمت نتایج و بحث مورد تفسیر و بحث قرار گرفته است. ارائه اثر متقابل دو طرفه در پژوهش حاضر به این معنی است که از تفسیر اثرهای اصلی اجتناب شد.

نتایج و بحث

تجزیه واریانس داده ها نشان دارد که اثر تنش خشکی و نوع پایه بر وزن خشک شاخساره و ریشه معنی دار بود (جدول ۲). با افزایش سطوح تنش خشکی، مقدار وزن خشک شاخساره و ریشه در پایه درگزی کاهش معنی‌داری نشان داد، و در پایه پیرودوارف مقادیر این صفات، در تنش ملایم افزایش و در تنش شدید کاهش داشت (شکل ۱A و شکل ۱B). تنش خشکی بر بسیاری از فرآیندهای فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی گیاه تأثیر منفی می‌گذارد. این تنش همچنین با کاهش رطوبت خاک باعث کاهش سرعت انتشار مواد مغذی از بستر خاک به سطح جذب کننده ریشه شده و کاهش جذب عناصر غذایی توسط ریشه و انتقال به برگ‌ها را در پی دارد (Hu *et al.*, 2007; da Silva *et al.*, 2011).

همچنین نسبت ریشه به شاخساره بین دو پایه متفاوت و در درگزی بیشتر از پیرودوارف بود (جدول ۳). پایه بذری درگزی در مقایسه با پایه رویشی پیرودوارف حجم ریشه بیشتری را نشان داد، اگرچه برای هر دو پایه کاهش در حجم ریشه با افزایش شدت تنش مشاهده گردید (شکل ۲B). با توجه به این نتایج، پایه رویشی پیرودوارف در شرایط تنش خشکی ملایم توانایی تحمل بیشتری با افزایش وزن ریشه و کاهش کمتر حجم ریشه نشان داد. در حالی که در شرایط تنش خشکی شدید پایه بذری درگزی حجم و وزن ریشه بیشتری داشت، زیرا که در شرایط تنش خشکی شدید، شبکه های ریشه عمیق محافظت بهتری ارائه می‌دهند و ساختار و تراکم ریشه‌های یک پایه می‌تواند منجر به بروز توانایی متفاوت در استفاده از آب موجود در خاک شود.

جدول ۲- تجزیه واریانس اثر نوع پایه، تنش خشکی و اثر متقابل آنها بر رشد و پارامترهای کارایی مصرف نیتروژن پایه های گلابی

Table 2. Analysis of variance of the effect of drought stress, rootstocks and their interaction on growth and nitrogen utilization efficiency parameters of pear rootstocks

			میانگین مربعات Mean squares							
S.O.V.	منبع تغییرات	درجه آزادی D.f.	نیتروژن کل تجمع یافته TNA	نسبت کارایی نیتروژن NER	کارایی جذب نیتروژن NUpE	کارایی مصرف از نیتروژن NUtE	وزن خشک ریشه RDW	وزن خشک شاخساره SDW	حجم ریشه RV	نسبت ریشه: شاخساره R: SH
Block	بلوک	2	286.5	0.000002	6.36	0.10	7.85	8.46	505.5	0.0002
Rootstock (a)	پایه	1	18970.8**	0.000020*	391.90**	0.03	10.12	162.80**	6234.7**	0.0240*
Drought stress (b)	تنش خشکی	2	49727.6**	0.000030**	375.10**	0.55*	435.60**	375.10**	5568.0**	0.0160
a × b	پایه × تنش خشکی	2	15024.6**	0.000005	51.27	1.03**	346.50**	266.30**	1134.7**	0.0030
Error	خطا	10	1042.6	0.000003	18.53	0.12	23.42	10.830	130.5	0.0040
CV (%)	ضریب تغییرات (٪)		6.35	7.10	5.61	9.50	7.30	4.83	11.08	6.98

* and **: Significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد و یک درصد.

TNA: Total nitrogen accumulation, NER: Nitrogen efficiency ratio, NUpE: Nitrogen uptake efficiency, NUtE: Nitrogen utilization efficiency, RDW: Root dry weight, SDW: Shoot dry weight, RV: Root volume, R: SH: Root: shoot ratio.

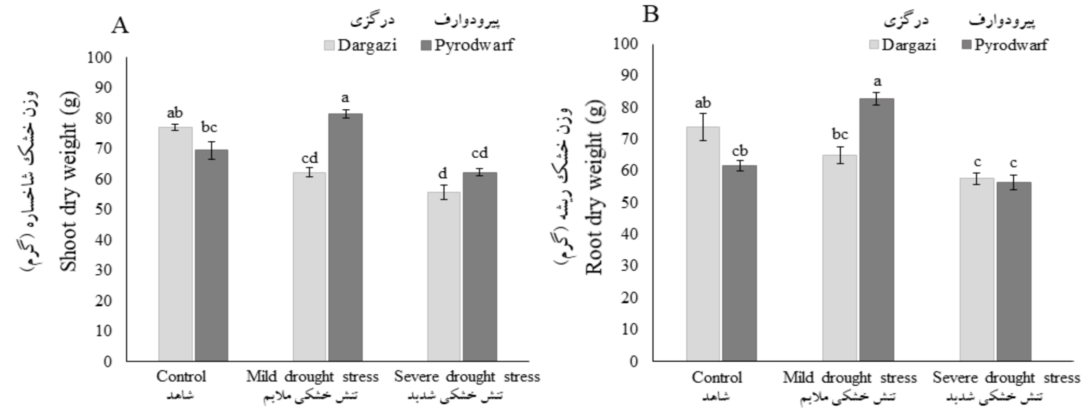
جدول ۳- محتوی نیتروژن ریشه، نیتروژن برگ، آمونیوم ریشه، نسبت کارایی نیتروژن، کارایی جذب نیتروژن و نسبت ریشه: ساقه دو پایه گلابی

Table 3. Root nitrogen (RN), leaf nitrogen (LN), root ammonium (RNH_4^+) contents, nitrogen efficiency ratio (NER), nitrogen uptake efficiency (NUpE) and root: shoot ratio of two pear rootstocks

Rootstock	پایه	نیتروژن ریشه (٪) RN (%)	نیتروژن برگ (٪) LN (%)	آمونیوم ریشه (میلی‌گرم بر گرم وزن خشک) RNH_4^+ (mg g^{-1} DW)	نسبت کارایی نیتروژن (گرم وزن خشک کل بر میلی‌گرم نیتروژن) NER (g TDW mg^{-1} N)	کارایی جذب نیتروژن (میلی‌گرم نیتروژن بر گرم وزن خشک ریشه) NUpE (mg N g^{-1} RDW)	نسبت ریشه به شاخساره R: SH
Dargazi	درگزی	1.13±0.08b	2.47±0.06a	18.0±0.4a	0.028±0.0011a	72.04±2.9b	1.01±0.02a
Pyrodwarf	پیرودوارف	1.67±0.08a	2.24±0.02b	16.5±0.3b	0.025±0.0005b	81.3±2.4a	0.93±0.02b

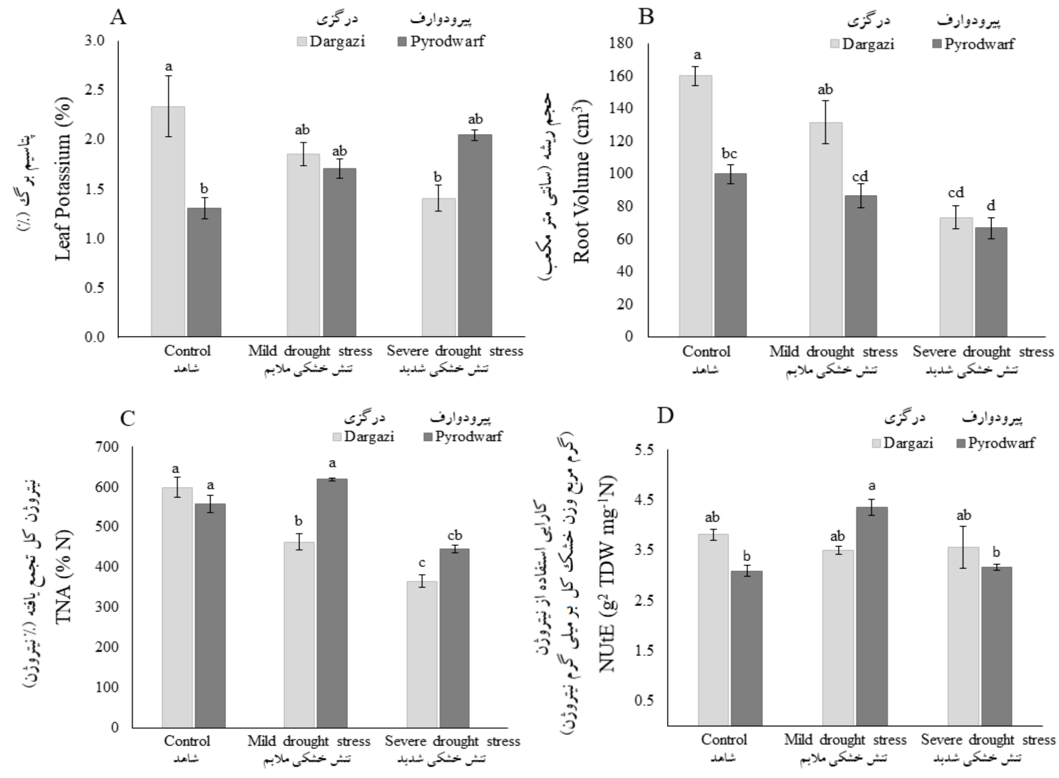
میانگین‌هایی، در هر ستون، که دارای حداقل یک حرف مشترک می‌باشند بر اساس آزمون توکی در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی‌دار ندارند

Means, in each column, followed by at least one letter in common are not significantly different at the 5% probability level- using Tukey test



شکل ۱- وزن خشک شاخساره (A) و وزن خشک ریشه (B) دو پایه گلابی در سه سطح تـنش خشـکی. حروف متفاوت بالای ستون ها نشان‌دهنده تفاوت معنی‌دار بین تیمارها در سطح احتمال پنج درصد است

Fig. 1. Shoot dry weight (A) and root dry weight (B) of two pear rootstocks under three different drought stress conditions. Different letters on bars indicate significant differences at the 5% probability level



شکل ۲- میزان پتاسیم برگ (A)، حجم ریشه (B)، میزان نیتروژن کل تجمع یافته (C) و کـارایی اسـتفاده از نیتروژن (D) در دو پایه گلابی در سه سطح تنش خشکی. حروف متفاوت بالای سـتون هـا نشـان‌دهنده تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد است

Fig. 1. Leaf potassium (A) content, root volume (B), total nitrogen accumulation (C), and nitrogen utilization efficiency (D) of two pear rootstocks under three different drought stress conditions. Different letters on bars indicate significant differences at the 5% probability level

(Romero and Botia, 2006) مطالعه‌ی سرا و همکاران (Serra *et al.*, 2014) با اشاره به اهمیت طول و وزن ریشه برای محافظت در برابر شرایط تنش خشکی در گونه‌های مختلف گیاهی نشان داد که پایه‌های مقاوم به تنش خشکی در انگور در مقایسه با پایه‌های حساس ریشه‌های جدید بیشتری داشتند که منجر به افزایش جذب آب شد. به طور کلی، پایه‌ها نقش مهمی در تحمل تنش خشکی دارند. این ویژگی‌های مختلف ریشه گیاهان را قادر می‌سازد تا در محیط‌های مختلف، واکنش، سازگاری و رشد مناسبی برای درخت ایجاد کنند و تفاوت در تحمل به تنش خشکی، به دلیل تفاوت در ظرفیت‌های عملکردی شبکه‌های ریشه انواع پایه، بویژه در جذب و انتقال آب است (Jafari *et al.*, 2018).

اثر تنش خشکی و اثر متقابل تنش خشکی × پایه بر محتوی پتاسیم موجود در ریشه و برگ معنی‌دار بود (جدول ۴). به طوری که مقدار پتاسیم موجود در برگ با افزایش شدت تنش خشکی در پایه درگزی کاهش و در پایه پیرودوارف افزایش داشت (شکل ۲A). میزان پتاسیم موجود در ریشه در شرایط تنش خشکی ملایم و شدید در مقایسه با شاهد به ترتیب ۸/۱۰ و ۲۷/۰۲ درصد بیشتر بود. در میان مواد مغذی معدنی، عناصر مغذی پر مصرف اجزای ساختاری مهم گیاهان را تشکیل می‌دهند و حساسیت ناشی از کمبود آنها در گیاهان را می‌توان به آسانی مشاهده کرد (Ahanger *et al.*, 2016). پتاسیم از جمله عناصری است که از طریق تنظیم اسمزی، کنترل حرکات برگ و تنظیم باز و بسته شدن روزنه ها به بهبود توانایی گیاه در تحمل تنش خشکی کمک می‌کند، اما جذب آن در گیاهان تحت تنش خشکی به مقدار قابل توجهی کاهش می‌یابد (Wang *et al.*, 2013). این کاهش به کاهش تحرک پتاسیم در خاک، کاهش سرعت تعرق، کاهش هدایت هیدرولیکی ریشه و اختلال در فعالیت غشای ریشه نسبت داده می‌شود (da Silva *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2013). افزایش مقدار پتاسیم در پایه‌های تحت تاثیر تنش خشکی انجیر در مقایسه با شاهد نیز توسط سایر پژوهشگران گزارش شده است (Jafari *et al.*, 2018). زیرا پتاسیم، به دلیل تحرک بالا و بار مثبت، امکان کنترل کارآمد و سریع تعادل الکتریکی و پتانسیل اسمزی در سلول‌های گیاهی را فراهم می‌کند. چنین ویژگی‌هایی به پتاسیم اجازه می‌دهد به طور قابل توجهی به سازگاری گیاه با شرایط تنش خشکی کمک کند (Nieves-Cordones *et al.*, 2019).

اثر نوع پایه و اثر متقابل تنش خشکی × نوع پایه بر محتوی کلسیم و فسفر موجود در برگ و ریشه پایه‌های گلابی معنی‌دار بود (جدول ۴). محتوای کلسیم برگ در هر دو پایه در اثر تنش خشکی افزایش یافت. این افزایش در پایه درگزی در مقایسه با پایه پیرودوارف بیشتر مشاهده شد و بالاترین مقدار آن در پایه

جدول ۴- تجزیه واریانس اثر پایه، تنش خشکی و اثر متقابل آن‌ها بر محتوای نیتروژن، پتاسیم، کلسیم و فسفر در ریشه و برگ پایه هایگلابی

Table 4. Analysis of variance of the effect of rootstock, drought stress and their interaction on root and leaf nitrogen (N), potassium (K^{+}), calcium (Ca^{2+}), and phosphorus (P) contents of pear rootstocks

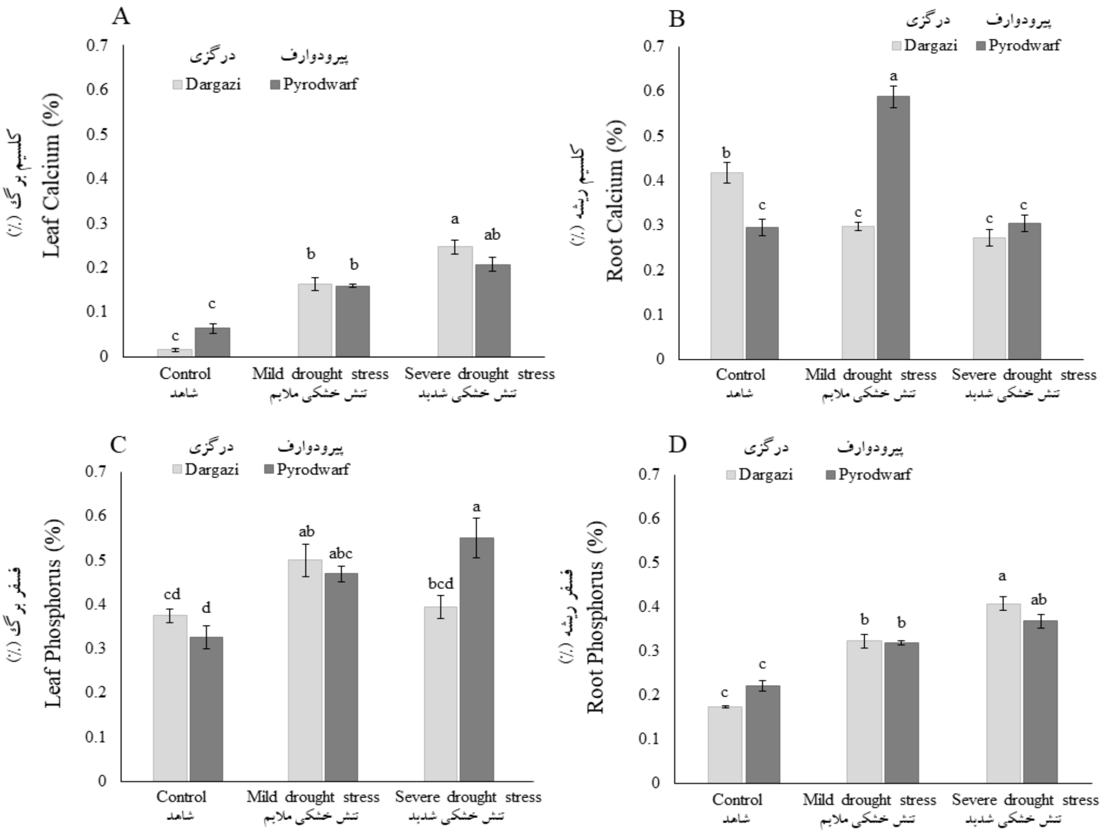
			میانگین مربعات Mean squares							
S.O.V.	منبع تغییرات	درجه آزادی D.f.	نیتروژن ریشه RN	نیتروژن برگ LN	پتاسیم ریشه RK^{+}	پتاسیم برگ LK^{+}	کلسیم ریشه RCa^{2+}	کلسیم برگ LCa^{2+}	فسفر ریشه RP	فسفر برگ LP
Block	بلوک	2	0.0001	0.028	0.001	0.020	0.0002	0.0007	0.00070	0.006
Rootstock (a)	پایه	1	1.3200**	0.230**	0.002	0.140	0.0200**	0.00001ns	0.00001	0.002
Drought stress (b)	تنش خشکی	2	0.3400**	0.040	0.016*	0.010	0.0350**	0.054**	0.05500**	0.033**
a × b	پایه × تنش خشکی	2	0.0340	0.031	0.007	1.040**	0.0640**	0.002**	0.00200**	0.019**
Error	خطا	10	0.0340	0.017	0.003	0.085	0.00130	0.0003	0.00030	0.002
CV (%)	ضریب تغییرات (٪)		11.10	5.54	13.50	16.40	10.05	13.40	6.42	9.50

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد و یک درصد.

* and **: Significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

RN: Root nitrogen content, LN: Leaf nitrogen content, RK+: Root potassium content, LK+: Leaf potassium content, RCa2+: Root calcium content, LCa2+: Leaf calcium conten, RP: Root phosphorous content, LP: Leaf phosphorous content.

درگزی تحت تنش شدید (۰/۲۴) بود (شکل ۳A). در مقابل کلسیم موجود در ریشه در پایه درگزی کاهش یافت و در پایه پیرودوارف تحت تنش ملایم با اختلاف معنی‌داری بالاترین مقدار (۰/۲۹) را داشت (شکل ۳B). تنش خشکی علاوه بر تأثیر آشکار بر رشد و نمو گیاهان، عدم تعادل در تغذیه معدنی گیاهان را به همراه دارد که منجر به آثار ثانویه می‌شود. تنش خشکی با کاهش سرعت تعرق و تغییر عملکرد ناقل غشایی، انتقال مواد مغذی معدنی را از ریشه به اندام هوایی کاهش می‌دهد (Ahanger *et al.*, 2016). افزایش مقدار کلسیم آسیب اکسیداتیو ناشی از تنش خشکی را کاهش داده و یا به تعویق می اندازد و در تعدیل فعالیت آکواپورین ها نیز نقش دارد (Farooq *et al.*, 2009).



شکل ۳- میزان کلسیم برگ (A)، کلسیم ریشه (B)، فسفر برگ (C) و فسفر ریشه (D) در دو پایه گلابی در شرایط تنش خشکی. حروف متفاوت بالای ستون ها نشان‌دهنده تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد است

Fig. 3. Leaf calcium (A), root calcium (B), leaf phosphorus (C), and root phosphorus (D) contents of two pear rootstocks under three different drought stress conditions. Different letters on bars indicate significant differences at the 5% probability level

میزان فسفر موجود در برگ و ریشه در هر دو پایه درگزی و پیرودوارف تحت تأثیر شدت تنش خشکی به طور معنی‌داری افزایش یافت (شکل ۳C و۳D). مطالعات بسیاری نشان داده اند که تحمل به خشکی و کارایی مصرف آب در بسیاری از گونه‌ها را می‌توان با افزایش تغذیه فسفر بهبود بخشید (Garg *et al.*, 2004; Waraich *et al.*, 2011). همچنین گزارش شده است که برخی سازکارهای احتمالی مانند افزایش رشد ریشه، هدایت روزنه‌ای، میزان فعالیت نیترات ردوکتاز و افزایش سطح برگ و فتوسنتز اثر مثبت فسفر بر رشد گیاه در شرایط تنش خشکی را توضیح می دهند (Naeem and Khan, 2009; Oliveira *et al.*, 2014; Singh *et al.*, 2013).

تجزیه واریانس داده ها نشان داد که اثر تنش خشکی و نوع پایه بر محتوای نیتروژن ریشه معنی دار بود (جدول ۴) و مقدار نیتروژن برگ تنها بین دو پایه تفاوت نشان داد. اثر متقابل تنش خشکی × نوع پایه بر نیتروژن کل تجمع یافته معنی‌دار بود (جدول ۲). درصد نیتروژن ریشه با افزایش شدت تنش خشکی کاهش پیدا کرد که در تنش ملایم و شدید در مقایسه با شاهد به ترتیب ۱۴/۶ و ۲۹/۲ درصد کمتر بود (جدول ۵). مقدار آن در پایه رویشی پیرودوارف بیشتر از پایه بذری درگزی بود (جدول ۳). در حالی که مقدار نیتروژن موجود در برگ در پایه بذری درگزی نسبت به پایه رویشی پیرودوارف بیشتر بود (جدول ۳). میزان نیتروژن کل تجمع یافته بجز در شرایط تنش خشکی ملایم در پایه رویشی پیرودوارف، با افزایش شدت تنش در هر دو پایه کاهش نشان داد (شکل ۲C).

نتایج بررسی جذب عناصر غذائی در ارقام تجاری گلابی روی پایه‌های بذری، رویشی پیرودوارف و OH × F69 توسط اسماعیلی و همکاران (Esmaeili *et al.*, 2021) نشان داد که تغییرات در میزان جذب عناصر نیتروژن، فسفر، پتاسیم و منیزیم زیاد بود و بیشترین میزان این عناصر در رقم درگزی روی پایه رویشی پیرودوارف مشاهده شد. در درختان میوه، نیتروژن نقش منحصر به فردی در بهبود کارایی فتوسنتز، تمایز جوانه گل، ساخت اندام، متابولیسم مواد، افزایش تشکیل میوه و عملکرد میوه دارد (Liu *et al.*, 2010). با این حال تنش خشکی با ایجاد اختلال در جذب یون‌ها و آب مانع از متابولیسم نیتروژن شده و با ایجاد تنش اکسیداتیو از رشد گیاه جلوگیری می‌کند (Huang *et al.*, 2018a). از طرف دیگر، در شرایط تنش خشکی، افزایش نیتروژن با افزایش سطح برگ، محتویات رنگدانه فتوسنتزی و ظرفیت فتوسنتزی را بهبود می‌بخشد. بنابراین کارایی فتوسنتزی را افزایش می‌دهد و آسیب ناشی از نور را تحت تنش آب کاهش می‌دهد (Wu *et al.*, 2008). همچنین، کارایی سیستم نوری دو (PSII) را تحت تاثیر قرار داده و با بهبود Fv/Fm درجه بازداری نور و آسیب را کاهش می‌دهد و باعث

افزایش تحمل گیاه بـه تـنش خشـکی مـی‌شـود (Zhou and Oosterhuis, 2012).

تجزیه واریانس داده ها نشان داد که اثر نـوع پایـه بـر محتـوی آمونیـوم ریشـه معنـی‌دار بـود (جدول ۶) . با این حال مقدار نیترات و آمونیـوم موجود در برگ و همچنین میزان فعالیت آنـزیم نیترات‌ردوکتاز در برگ و ریشه تحت تـأثیر اثـر متقابل تـنش خشـکی × نـوع پایـه معنـی‌دار بـود (جدول ۶). پایه درگزی مقدار آمونیوم بیشـتری نسبت به پایـه پیـرودوارف توسـط ریشـه جـذب کرد (جـدول ۳). در اثـر تـنش خشـکی نیتـرات موجود در برگ در پایه بذری درگزی کاهش و در پایــه رویشــی پیــرودوارف افــزایش یافــت (شکل ۴C). در حـالی کـه آمونیـوم موجـود در بــرگ در اثــر تــنش خشــکی در هــر دو پایــه کاهش پیدا کرد که این کـاهش در پایـه بـذری درگزی بسیار بیشتر از پایه رویشـی پیـرودوارف بــود (شــکل ۴D). میــزان فعالیــت آنــزیم نیتـرات‌ردوکتـاز بـرگ در اثـر تـنش خشـکی در پایــه بــذری درگــزی بــه طــور چشــمگیری کـاهش داشـت در حـالی کـه در پایـه رویشـی پیرودوارف تغییر چندانی در اثـر تـنش خشـکی مشــاهده نشــد (شــکل ۴A). همچنــین میــزان فعالیـت ایـن آنـزیم در ریشـه در پایـه بـذری درگزی در مقایسه بـا پایـه رویشـی پیـرودوارف بسیار بالا بود. با این حـال در اثـر تـنش خشـکی میـزان آن در هـر دو پایـه کـاهش معنـی‌داری نشــان داد، بــه طــوری کــه مقــدار فعالیــت آنزیم نیترات‌ردوکتاز تحت تنش شدید خشـکی در مقایسه با شاهد در هر دو پایه بیش از دو برابر کاهش داشت (شکل ۴B).

کــاهش نیتــرات بــرگ در پایــه درگــزی ممکن است بـه دلیـل بـالا بـودن فعالیـت آنـزیم نیتـرات‌ردوکتـاز در بـرگ و ریشـه پایـه بـذری درگزی در مقایسـه بـا پایهرویشـی پیـرودوارف بـود. البتـه وضـعیت فعالیـت نیتـرات‌ردوکتـاز بسیار به وضعیت آب در خاک و گیـاه بسـتگی دارد (Abenavoli *et al.*, 2016). گـزارش شده است که نیترات پیام دهی برای بسته شـدن روزنــه‌هــا را بهبــود مــی‌بخشــد و مــی‌توانــد به طور بـالقوه اثـر تـنش خشـکی بـر فتوسیسـتم دو را تحــت شــرایط محــدودیت رطوبــت کاهش دهـد (Dodd *et al.*, 2003; Huang *et al.*, 2018a). نتـایج سـایر پژوهشـگران نشـان داده است که تنش خشـکی بـا کـاهش فعالیـت آنزیم‌های کلیدی مـرتبط بـا جـذب نیتـروژن بـه طـور قابـل‌توجهی بـر جـذب نیتـروژن تـأثیر می‌گـذارد (Huang *et al.*, 2018b; Iqbal *et al.*, 2020; Xia *et al.*, 2020).

تجزیه واریانس داده ها نشان داد که اثر نـوع پایه و تنش خشکی بر پارامترهای اصلی کـارایی مصرف نیتروژن شامل: نسبت کارایی نیتـروژن و کارایی جذب نیتروژن معنی دار بود (جـدول ۶) و اثر متقابل تنش خشکی × نوع پایه بر کـارایی اسـتفاده از نیتـروژن معنـی دار بـود. نتـایج ایـن پژوهش نشان داد که نسبت کـارایی نیتـروژن بـا افزایش شدت تنش خشـکی افـزایش پیـدا کـرد (جدول ۶). این افزایش نسبت کـارایی نیتـروژن

جدول ۵- اثر تنش خشکی بر محتوای پتاسیم ریشه، محتوی نیتروژن ریشه، نسبت کارایی نیتروژن و کارایی جذب نیتروژن موجود در پایه های گلابی

Table 5. Effect of drought stress on root potassium (RK^+) and root nitrogen (RN) contents, nitrogen efficiency ratio (NER), and nitrogen uptake efficiency (NUpE) of pear rootstocks

Drought stress level	سطح تنش خشکی	پتاسیم ریشه (٪) (%)	نیتروژن ریشه(٪) RN (%)	نسبت کارایی نیتروژن (گرم وزن خشک کل بر میلی‌گرم نیتروژن) NER (g TDW mg^{-1} N)	کارایی جذب نیتروژن (میلی‌گرم نیتروژن بر گرم وزن خشک ریشه) NUpE (mg N g^{-1} RDW)
Control	شاهد	0.37±0.02b	1.64±0.15a	0.024±0.001b	85.79±2.4a
drought stress Mild	تنش خشکی ملایم	0.40±0.01ab	1.40±0.09ab	0.027±0.0003ab	73.03±1.07b
Severe drought stress	تنش خشکی شدید	0.47±0.02a	1.16±0.15c	0.028±0.0005a	71.31±3.9b

میانگین‌هایی، در هر ستون ، که دارای حداقل یک حرف مشترک می‌باشند بر اساس آزمون توکی در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی‌دار ندارند

Means, in each column, followed by at least one letter in common are not significantly different at the 5% probability level- using Tukey test

جدول ۶- تجزیه واریانس اثر پایه، تنش خشکی و اثر متقابل آنها بر محتوای نیترات و آمونیوم، و فعالیت نیتراتردوکتاز در ریشه و برگ پایه های گلابی

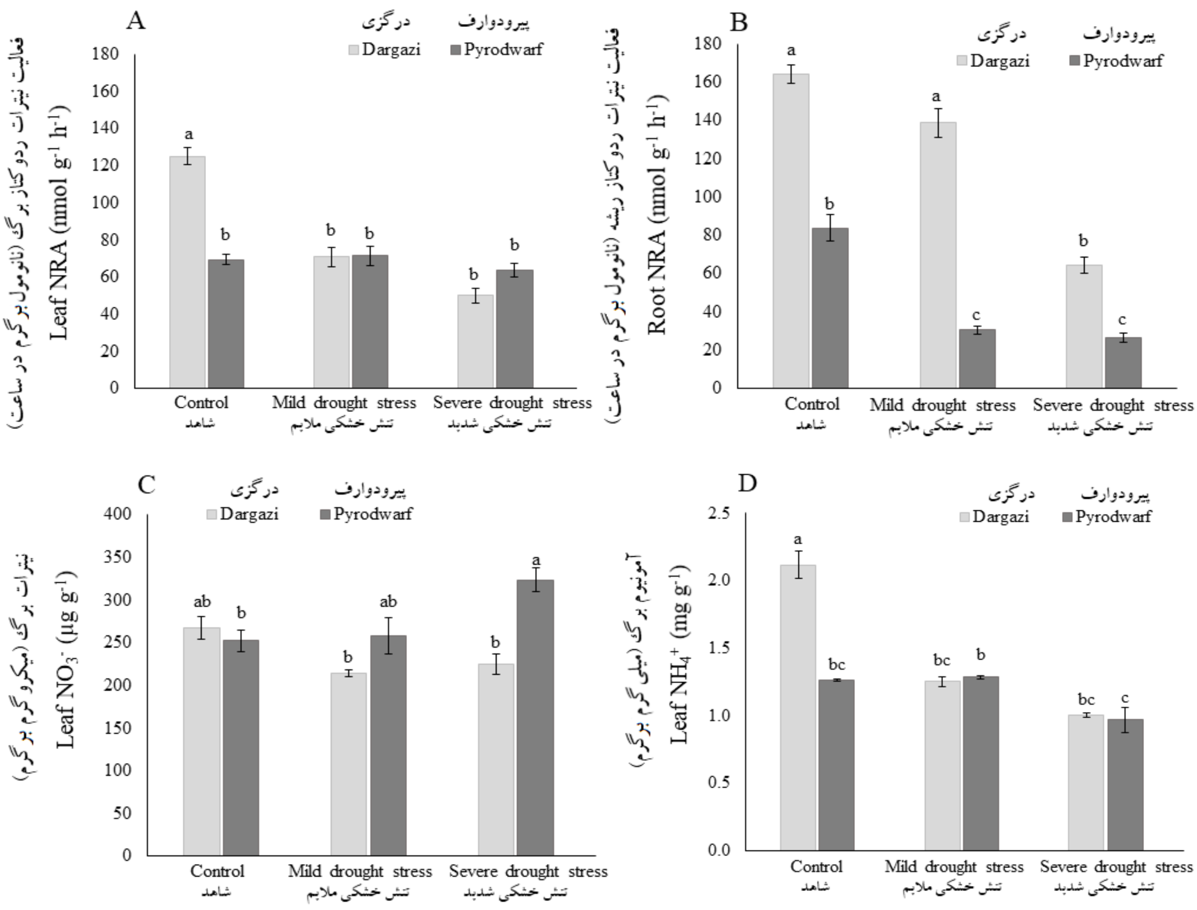
Table 6. Analysis of Variance of the effect of rootstock, drought stress and their interaction on root and leaf nitrate (NO_3^-) and ammonium (NH_4^+) contents, and nitrate reductase activity (NRA) of pear rootstocks

			میانگین مربعات Mean squares					
S.O.V.	منبع تغییرات	درجه آزادی D.f.	نیترات ریشه RNO_3^-	نیترات برگ $LNO3^-$	آمونیوم ریشه RNH_4^+	آمونیوم برگ LNH_4^+	نیتراتردوکتاز ریشه RNRA	نیتراتردوکتاز برگ LNRA
Block	بلوک	2	0.00002	559.8	0.013	0.001	31.50	47.72
Rootstock (a)	پایه	1	0.00001	8076.8**	0.097*	0.370**	25688.80**	868.05**
Drought level (b)	تنش خشکی	2	0.00030	2184.8	0.012	0.740**	9243.50**	2508.20**
a × b	پایه × تنش خشکی	2	0.00030	4887.6**	0.012	0.360**	1902.05**	2030.20**
Error	خطا	10	0.00010	566.0	0.016	0.012	88.50	85.80
CV (%)	ضریب تغییرات (٪)		13.70	9.26	7.45	8.40	11.10	10.20

* and **: Significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد و یک درصد.

RNO_3^-: Root nitrate content, $LNO3^-$: Leaf nitrate content, RNH_4^+: Root ammonium content, LNH_4^+: Leaf ammonium content, RNRA: Root nitrate reductase activity, LNRA: Leaf nitrate reducatse activity.



شکل ۴- فعالیت نیتراتردوکتاز در برگ (A)، فعالیت نیتراتردوکتاز در ریشه (B)، محتوای نیترات برگ (C) و محتوای آمونیوم برگ (D) در دو پایه گلابی در سه سطح تنش خشکی. حروف متفاوت بالای ستون ها نشان‌دهنده تفاوت معنی دار بین تیمارها در سطح احتمال پنج درصد است.

Fig. 4. Leaf nitrate reductase activity (A), root nitrate reductase activity (B), and leaf nitrate (C) and leaf ammonium (D) contents of two pear rootstocks under three different drought stress conditions. Different letters on bars indicate significant differences at the 5% probability level

در پایه بذری درگزی بیشتر از پایه رویشی پیرودوارف بود (جدول ۶). مقدار کارایی جذب نیتروژن با افزایش شدت تنش خشکی کاهش یافت، به طوری که میزان آن در تنش خشکی ملایم و شدید در مقایسه با شاهد به ترتیب ۱۴/۸ و ۱۶/۸ درصد کمتر بود (جدول ۵). پایه رویشی پیرودوارف کارایی جذب نیتروژن بالاتری در مقایسه با پایه بذری درگزی داشت (جدول ۵). کارایی استفاده از نیتروژن، در شرایط تنش خشکی ملایم در پایه رویشی پیرودوارف دارای بالاترین مقدار بود (۴/۳۵)، اما در شرایط تنش خشکی شدید پایه

بـذری درگـزی کـارایی اسـتفاده از نیتـروژن بالاتری نشان داد(شکل ۲D).

به طور کلی، کارایی مصرف نیتـروژن یـک صـفت پیچیـده اسـت کـه اجـزای آن مـی‌توانـد شـامل واکـنش فیزیولـوژیکی گیـاه، کـارایی جذب نیتروژن و کارایی استفاده از نیتروژن باشد (Xu *et al.*, 2012). کـارایی جـذب نیتـروژن ظرفیت ریشه‌ها را برای انباشت نیتروژن از خاک تعریف می‌کند و با فعالیت هـای جـذب نیتـرات مـرتبط اسـت، امـا کـارایی اسـتفاده از نیتـروژن ممکـــن اســـت بیشـــتر بـــه جـــذب نیتـــروژن و ذخیره‌سازی در ریشه و اندام هوایی وابسته باشد (Abenavoli *et al.*, 2016). از آنجـایی کـه فسفر می‌تواند در بهبود جذب نیتـروژن درخـت نقش داشته باشد، افزایش فسفر ریشـه مـی‌توانـد یکـی از عوامـل اصـلی افـزایش نسـبت کـارایی نیتروژن در پایه بذری درگزی بـویژه در شـرایط تـــنش شـــدید خشـــکی شـــود. نتـــایج ســـایر پژوهشـگران نیـز نشـان داده اسـت کـه غلظـت بـالای نیتـروژن در مقایسـه بـا غلظـت کـم آن می‌توانـد رشـد گیـاه را بهبـود بخشـد و رابطـه مسـتقیمی بـین تحمـل بـه تـنش خشـکی گیـاه و جـــذب و مصـــرف نیتـــروژن وجـــود دارد (Abenavoli *et al.*, 2016; Iqbal *et al.*, 2020).

نتیجه‌گیری

نتـایج ایـن پـژوهش نشـان داد کـه محتـوای عناصر پتاسیم برگ، نیتروژن ریشه، نیترات برگ و کـارایی جـذب نیتـروژن در پایـه رویشـی پیرودوارف بیشتر از پایـه درگـزی بـود. از ایـن نتایج مـی‌تـوان چنـین اسـتنباط کـرد کـه وجـود ریشـه‌هـای جـانبی در پایـه‌هـای رویشـی ماننـد پیـرودوارف بسـیار مفیـد مـی‌باشـد. همچنـین مشاهده شد که بسیاری از صفات از جملـه وزن خشک ریشه و برگ، کلسیم ریشه، نیتروژن کل تجمـع یافتـه و کـارایی اسـتفاده از نیتـروژن در شـرایط تـنش خشـکی ملایـم در پایـه رویشـی پیرودوارف در مقایسه با پایه بذری درگزی برتر بودند.

بالا بودن نسبت ریشه بـه شاخسـاره، حجـم ریشـه، محتـوی آمونیـوم ریشـه، کلسـیم بـرگ، نیتروژن برگ، نسبت کارایی نیتروژن و کـارایی استفاده از نیتروژن در پایه بذری درگـزی بـویژه در شرایط تنش خشکی شدید بیانگر کارآمـدتر بودن ریشه‌های بلند و عمیق پایه بـذری درگـزی در شرایط تنش خشکی شدید در مقایسه با پایـه رویشی پیرودوارف بود. بنـابرین آثـار نـوع پایـه روی وضعیت تغذیه درختان را می‌توان بر اساس تفاوت در توزیع شبکه ریشـه، عملکـرد ریشـه و کـارایی جـذب مـواد معـدنی توسـط ریشـه و همچنین تفاوت های آناتومیک ریشه و ساقه که بر سرعت جذب و حرکت مواد معدنی به داخل آوند های چـوبی و بـرگ‌هـا تـأثیر مـی‌گـذارد، توضیح داد.

سپاسگزاری

نگارنـــدگان بدینوســـیله از پشـــتیبانی مـــالی دانشگاه تربیـت مـدرس، امکانـات گلخانـه‌ای و

آزمایشگاهی گروه علوم باغبانی دانشگاه تربیت مدرس و همکاری‌های ارزشمند جناب آقای مهندس یادگاری کارشناس آزمایشگاه‌های گروه علوم باغبانی سپاسگزاری می کنند.

References

Abenavoli, M. R., Longo, C., Lupini, A., Miller, A. J., Araniti, F., Mercati, F., Princi, M. P., and Sunseri, F. 2016. Phenotyping two tomato genotypes with different nitrogen use efficiency. Plant Physiology and Biochemistry 107: 21-32.

Ahanger, M. A., Morad-Talab, N., Abd-Allah, E. F., Ahmad, P., and Hajiboland, R. 2016. Plant growth under drought stress: Significance of mineral nutrients. pp. 649-668. In: Ahmed, P. (ed.) Water stress and crop plants: a sustainable approach.

Andrews, M., Raven, J., Lea, P. 2013. Do plants need nitrate? The mechanisms by which nitrogen form affects plants. Annals of Applied Biology 163: 174-199.

Arzani, K. 2021. The National Asian pear (*Pyrus serotina* Rehd) project in Iran: compatibility and commercial studies of introduced cultivars. Acta Horticulture 1315: 91-98.

Bagh, K., Hiraoki, T., Thorpe, T. A., and Vogel, H. J. 2004. Nitrogen-15 NMR studies of nitrogen metabolism in Picea glauca buds. Plant Physiology and Biochemistry 42: 803-809.

Berdeja, M., Nicolas, P., Kappel, C., Dai, Z. W., Hilbert, G., Peccoux, A., Lafontaine, M., Ollat, N., Gomes, E., and Delrot, S. 2015. Water limitation and rootstock genotype interact to alter grape berry metabolism through transcriptome reprogramming. Horticulture Research 2: 1-13.

Black, B. L., Fuchigami, L. H., and Coleman, G. D. 2002. Partitioning of nitrate assimilation among leaves, stems, and roots of poplar. Tree Physiology 22: 717-724.

Blanke, M. M., and Lenz, F., 1989. Fruit photosynthesis. Plant, Cell and Environment 12: 31-46.

Bolat, I., Dikilitas, M., Ikinci, A., Ercisli, S., and Tonkaz, T. 2016. Morphological, physiological, biochemical characteristics and bud success responses of myrobolan 29 c plum rootstock subjected to water stress. Canadian Journal of Plant Science 96: 485-493.

Bosa, K., Jadczuk-Tobjasz, E., Kalaji, M., Majewska, M., and Allakhverdiev, S. 2014. Evaluating the effect of rootstocks and potassium level on photosynthetic productivity and yield of pear trees. Russian Journal of Plant Physiology 61: 231-237.

Brautigam, A., Gagneul, D., and Weber, A. P. 2007. High-throughput colorimetric method for the parallel assay of glyoxylic acid and ammonium in a single extract.

Analytical Biochemistry 362: 151-153.

Bright, J. 2005. Apple and pear nutrition. New South Wales Department of Primary Industries. Australia. Primefact 85: 1-12.

da Silva, E. C., Nogueira, R., da Silva, M. A., and de Albuquerque, M. B. 2011. Drought stress and plant nutrition. Plant stress 5: 32-41.

Dodd, I., Tan, L., and He, J. 2003. Do increases in xylem sap pH and/or ABA concentration mediate stomatal closure following nitrate deprivation? Journal of Experimental Botany 54: 1281-1288.

Esmaeili, A., Abdollahi, H., Bazgir, M., and Abdossi, V. 2021. Growth and nutrients uptake in commercial pear cultivars on seedling, Pyrodwarf® and OH × F69 Rootstocks. Seed and Plant Journal 36 (4): 403-420 (in Persian).

Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., and Basra, S. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms, and management. Agronomy for Sustainable Agriculture 9: 185-212.

Garg, B.K., Burman, U., and Kathju, S. 2004. The influence of phosphorus nutrition on the physiological response of moth bean genotypes to drought. Journal of Plant Nutrition and Soil Science 167: 503-508.

Hu, Y., Burucs, Z., von Tucher, S., and Schmidhalter, U. 2007. Short-term effects of drought and salinity on mineral nutrient distribution along growing leaves of maize seedlings. Environmental and Experimental Botany 60: 268-275.

Huang, L., Li, M., Shao, Y., Sun, T., Li, C., and Ma, F. 2018a. Ammonium uptake increases in response to PEG-induced drought stress in Malus hupehensis Rehd. Environmental and Experimental Botany 151: 32-42.

Huang, L., Li, M., Zhou, K., Sun, T., Hu, L., Li, C., and Ma, F. 2018b. Uptake and metabolism of ammonium and nitrate in response to drought stress in *Malus prunifolia*. Plant Physiology and Biochemistry 127: 185-193.

Huang, X., Li, K., Xu, X., Yao, Z., Jin, C., and Zhang, S. 2015. Genome-wide analysis of WRKY transcription factors in white pear (*Pyrus bretschneideri*) reveals evolution and patterns under drought stress. BMC Genomics 16: 1-14.

Ibacache, A., Verdugo-Vasquez, N., and Zurita-Silva, A. 2020. Rootstock: scion combinations and nutrient uptake in grapevines. pp. 297-316. In: Srivastava, A. K., and Chengxiao, H. (eds.) Fruit crops: Diagnosis and management of nutrient constraints.

Ikinci, A., Bolat, I., Ercisli, S., and Kodad, O. 2014. Influence of rootstocks on growth, yield, fruit quality and leaf mineral element contents of pear cv. 'Santa Maria' in semi-arid conditions. Biological Research 47: 1-8.

Iqbal, A., Dong, Q., Wang, X., Gui, H., Zhang, H., Zhang, X., and Song, M. 2020. High nitrogen enhance drought tolerance in cotton through antioxidant enzymatic activities, nitrogen metabolism, and osmotic adjustment. Plants 9: 178. DOI: 10.3390/plants9020178

Jacbos, J., and Cook, N. 2003. The effect of rootstock cultivar on the yield and fruit quality of' Packham's Triumph', 'Doyenne du Cornice', 'Forelle', 'Flamingo' and 'Rosemarie' pears. South African Journal of Plant and Soil 20 (1): 25-30.

Jafari, M., Rahemi, M., and Haghighi, A. A. K. 2018. Role of fig rootstock on changes of water status and nutrient concentrations in 'Sabz'cultivar under drought stress condition. Scientia Horticulturae 230: 56-61.

Karbasi, M., and Arzani, K. 2018. Scion/rootstock interactions of some European (*Pyrus communis* L.) and Asian pear (*Pyrus serotina* Rehd) cultivars on vegetatively propagated `Pyrodwarf' rootstock. Seed and Plant Production Journal 34 (2): 191-205 (in Persian).

Li, S.-X., Wang, Z.-H., and Stewart, B. 2013. Responses of crop plants to ammonium and nitrate N. Advances in Agronomy 118: 205-397.

Liu, L., Peng, F., and Wang, X. 2010. Effects of bag-controlled release fertilizer on nitrogen utilization rate, growth and fruiting of the 'Fuji' apple. Journal of Plant Nutrition 33: 1904-1913.

Losciale, P., Manfrini, L., Morandi, B., Novak, B., Pierpaoli, E., Zibordi, M., Corelli Grappadelli, L., Anconelli, S., and Galli, F. 2012. Water restriction effect on pear rootstocks: photoprotective processes and the possible role of photorespiration in limiting carbon assimilation. X International Symposium on Integrating Canopy, Rootstock and Environmental Physiology in Orchard Systems 1058: 237-244.

Luo, J., Qin, J., He, F., Li, H., Liu, T., Polle, A., Peng, C., and Luo, Z.-B. 2013. Net fluxes of ammonium and nitrate in association with H+ fluxes in fine roots of *Populus popularis*. Planta 237: 919-931.

Martinez, H. E., de Souza, B. P., Caixeta, E. T., de Carvalho, F. P., and Clemente, J. M. 2020. Water deficit changes nitrate uptake and expression of some nitrogen-related genes in coffee plants (*Coffea arabica* L.). Scientia Horticulturae 267: 109254. DOI: s10.1016/j.scienta.2020.109254.

Meng, S., Zhang, C., Su, L., Li, Y., and Zhao, Z. 2016. Nitrogen uptake and metabolism of *Populus simonii* in response to PEG-induced drought stress. Environmental and Experimental Botany 123: 78-87.

Naeem, M., and Khan, M. M. A. 2009. Phosphorus ameliorates crop productivity,

photosynthesis, nitrate reductase activity, and nutrient accumulation in coffee senna (*Senna occidentalis* L.) under phosphorus-deficient soil. Journal of Plant Interactions 4: 145-153.

Nieves-Cordones, M., Rodenas, R., Lara, A., Martinez, V., and Rubio, F. 2019. The combination of K^+ deficiency with other environmental stresses: what is the outcome? Physiologia Plantarum 165: 264-276.

O'Brien, J. A., Vega, A., Bouguyon, E., Krouk, G., Gojon, A., Coruzzi, G., and Gutierrez, R. A. 2016. Nitrate transport, sensing, and responses in plants. Molecular Plant 9: 837-856.

Oliveira, M. T., Medeiros, C. D., Frosi, G., and Santos, M. G. 2014. Different mechanisms drive the performance of native and invasive woody species in response to leaf phosphorus supply during periods of drought stress and recovery. Plant Physiology and Biochemistry 82: 66-75.

Ozturk, A. 2021. The Effects of different rootstocks on the graft success and stion development of some pear cultivars. International Journal of Fruit Science 21: 932-944.

Pandey, P., Irulappan, V., Bagavathiannan, M. V., and Senthil-Kumar, M. 2017. Impact of combined abiotic and biotic stresses on plant growth and avenues for crop improvement by exploiting physio-morphological traits. Frontiers in Plant Science 8: 537. DOI: 10.3389/fpls.2017.00537.

Romero, P., and Botia, P. 2006. Daily and seasonal patterns of leaf water relations and gas exchange of regulated deficit-irrigated almond trees under semiarid conditions. Environmental and Experimental Botany 56: 158-173.

Rossdeutsch, L., Schreiner, R. P., Skinkis, P. A., and Deluc, L. 2021. Nitrate uptake and transport properties of two grapevine rootstocks with varying vigor. Frontiers in Plant Science 11: 608813. DOI: 10.3389/fpls.2020.608813.

Sanchez-Rodriguez, E., del Mar Rubio-Wilhelmi, M., Rios, J. J., Blasco, B., Rosales, M. A., Melgarejo, R., Romero, L., and Ruiz, J. M. 2011. Ammonia production and assimilation: its importance as a tolerance mechanism during mild water deficit in tomato plants. Journal of Plant Physiology 168: 816-823.

Serra, I., Strever, A., Myburgh, P., and Deloire, A. 2014. The interaction between rootstocks and cultivars (*Vitis vinifera* L.) to enhance drought tolerance in grapevine. Australian Journal of Grape and Wine Research 20: 1-14.

Singh, J. 1988. A rapid method for determination of nitrate in soil and plant extracts. Plant and Soil 110: 137-139.

Singh, S. K., Badgujar, G., Reddy, V.R., Fleisher, D. H., and Bunce, J. A. 2013.

Carbon dioxide diffusion across stomata and mesophyll and photo-biochemical processes as affected by growth CO_2 and phosphorus nutrition in cotton. Journal of Plant Physiology 170: 801-813.

Sun, G., Li, W., and Abulitifu, Y. 2016. Effects of regulated deficit irrigation on twig water potential of Korla Fragrant pear. Agricultural Science and Technology 17: 1802-1807.

Wang, M., Zheng, Q., Shen, Q., and Guo, S. 2013. The critical role of potassium in plant stress response. International Journal of Molecular Sciences 14: 7370-7390.

Waraich, E. A., Ahmad, R., Ashraf, M.Y., Saifullah, and Ahmad, M. 2011. Improving agricultural water use efficiency by nutrient management in crop plants. Acta Agriculturae Scandinavica, Section B-Soil & Plant Science 61 (4): 291-304.

Webster, A. 1996. A review of fruit tree rootstock research and development. VI International Symposium on Integrated Canopy, Rootstock, Environmental Physiology in Orchard Systems 451: 53-74.

Wu, F., Bao, W., Li, F., and Wu, N. 2008. Effects of water stress and nitrogen supply on leaf gas exchange and fluorescence parameters of *Sophora davidii* seedlings. Photosynthetica 46: 40-48.

Xia, H., Xu, T., Zhang, J., Shen, K., Li, Z., and Liu, J. 2020. Drought-induced responses of nitrogen metabolism in *Ipomoea batatas.* Plants 9: 1341. DOI: 10.3390/plants9101341.

Xu, C., Li, X., and Zhang, L. 2013. The effect of calcium chloride on growth, photosynthesis, and antioxidant responses of *Zoysia japonica* under drought conditions. PloS one 8: e68214. DOI: 10.1371/journal.pone.0068214

Xu, G., Fan, X., and Miller, A. J. 2012. Plant nitrogen assimilation and use efficiency. Annual Review of Plant Biology 63: 153-182.

Zhou, Z., and Oosterhuis, D. M. 2012. Physiological mechanism of nitrogen mediating cotton (*Gossypium hirsutum* L.) seedlings growth under water-stress conditions. American Journal of Plant Sciences *3:* 721–730.

Zohouri, M., Abdollahi, H., Arji, I., and Abdossi, V. 2020. Variations in growth and photosynthetic parameters of some clonal semi-dwarfing and vigorous seedling pear (*Pyrus* spp.) rootstocks in response to deficit irrigation. Acta Scientiarum Polonorum. Hortorum Cultus 19 (2): 105–121.